云 南 植 物 研 究 2000，22（3）：307～316
Acta Botanica Yunnanica

退化植物群落结构及其物种组成在人为干扰梯度上的响应*

包维楷，陈庆恒，刘照光
（中国科学院成都生物研究所，四川 成都 610041）

摘要：在岷江上游大沟流域，沿着人为干扰梯度，调查了退化榛栎群落的结构及其物种组成变化。结果表明：（1）除密度外，群落木本层的结构特性（密度、高度、生物量、基径面积和物种多样性）与干扰强度的增加呈负相关，而其草本物种多样性、生态优势度呈正反应，但地上生物量变化呈现相反的趋势；（2）根据群落内植物种群密度（或盖度）在干扰梯度上的响应变化，群落内 47 个种可基本上分成 3 个反应种组：16 个为扩展种（invasive species），随干扰强度增大而种群数量明显增多。6 个为敏感种（sensitive species），随干扰强度增大而种群数量明显减小，若干扰继续下去，这些种将处于局部濒危状态或局部灭亡。其余 25 个为忍耐种（tolerant species），随干扰强度变化并未表现出明显的种群数量变化。相关的观察和分析暗示出，在持续的人为干扰体系作用下大沟流域植物群落退化的终点很可能是多刺、多毛灌木为优势的刺灌丛，而不是一般认为的裸地或草坡。（3）群落退化主要表现为结构的退化，而物种组成变化相对滞后，表明群落结构较物种组成对干扰的响应更敏感，因而可作为干扰的指示者。文中对长期人为干扰下退化群落的恢复和重建的途径和方法也进行了讨论。

关键词：退化植物群落；种类组成；群落结构；干扰梯度
中图分类号：Q 948　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0253－2700（2000）03－0307－10

Changes of Structure and Species Composition of Degraded Plant Community along Disturbance Gradients of Different Intensities

BAO Wei－Kai，CHEN Qing－Heng，LIU Zhao－Guang
（*Chengdu Institute of Biology*，*Chinese Academy of Sciences*，Chengdu 610041，China）

Abstract：Structure and species composition of degraded plant community，along a human－induced disturbance gradient in Dagou watershed of the upper reaches of the Minjiang River，were investigated. In general，attributes of woody－layer structure（density，height，basal area，species diversity and biomass）were negatively related with increasing disturbance. Herbaceous layer attributes（coverage，biomass，diversity，ecological dominance etc.）responded positively. This may be common response of various plant communities on disturbance except their density attribute. Although individual woody species exhibited a range of responses to disturbance，overall species compositional changes were not related directly to the intensity of distur-

* 基金项目：国家重点基础研究发展规划项目 G1998040800－0304 和中国科学院九五重点项目 KZ 952－S 1－104 的研究内容之一，得到中国科学院成都地奥科学基金（CDSF）和茂县生态站资助
收稿日期：1999－07－19，1999－12－13 接受发表

bance. According to their response along the human – induced disturbance gradient, 47 species were classified into three behavioral species groups: 16 in the invasive, 6 in the sensitive and 25 in the tolerant. Some useful conclusions were drawn: (a) degraded endpoint of scrub community in Dagou watershed may be marquises in which dominant species are those shrubs in the invasive species response group; (b) plant community degraded as a major form of structural decline, its species compositional change have hysteresis effect, and community structure may be more sensitive indicator to disturbance than species composition. How to restore and rehabilitate the degraded community has also been discussed in the paper.

Key words: Degraded community; Human – induced disturbance regime; Community structure; Species composition

干扰（Disturbance）是自然界的普遍现象。就其字面含义而言，干扰是平静的中断，正常过程打扰或妨碍（孙儒泳，1992）。在传统生态学中干扰被认为是影响群落结构和演替的重要因素，是种群、群落和生态系统变化的驱动力（魏斌等，1996；康乐，1995），并常常成为决定物种组成和群落结构的决定性因素（Pickett 等，1989；Grime，1977）。早期的研究主要集中于自然干扰（火、风倒、干旱、滑坡、冰雹、雪灾等）及其对植物群落和种群的结构和动态的影响研究（Sousa，1992；Pickett 等，1989）。干扰对群落及其物种组成的影响不仅与干扰的强度和频度有关（Grime，1977），也与干扰的性质、植物种群对资源的需求和植被类型有关（Armesto and Pickett，1985）。目前该方面的研究较少，且多集中于干扰的样方实验研究（Armesto and Pickett，1985；江明喜，1995；彭少麟等，1995）。对长期特定的、区域性人为干扰下，退化群落及其物种组成的响应研究仅见于国外报道（Shacleton 等，1994；Rao 等，1990；Skarpe，1997）。随着近几十年来人类活动加剧，人为干扰越来越成为人们研究的中心议题。研究群落结构和物种组成对干扰的响应，无疑对揭示植物群落在人为干扰下的退化机制、探讨退化植被恢复和重建具理论和实践双重意义。在对该区人为干扰体（disturbance regime）的类型、干扰强度、干扰频率、干扰的时空格局及其与该区人口和社会经济发展关系的研究基础上，我们确认了干扰的梯度特征，即干扰强度以村寨较近处最大，由村寨为圆心向沟尾和高海拔地段辐射，明显形成了由离村寨（水磨坝）的距离由近至远（沟尾和高海拔地段），由强至弱的干扰梯度格局（包维楷和刘照光，1999），为我们研究该区域退化植被对干扰的响应提供了理想的条件。本文进一步揭示退化植物群落及其物种组成在这种人为干扰梯度上的响应，为退化群落的恢复与重建、物种多样性的有效保护等提供依据。

1 研究区概况

研究区位于岷江上游左岸一级支流大沟流域，地理座标为 103°51′04″E ~ 56′52″E，31°37′20″N ~ 44′53″N。全流域南北长 14.2 km，东西宽 5.5 km，沟长 13.5 km，地形为峡谷区中山切割类型，海拔 1 * ！500 ~ 3 * ！090 m。本研究设在大沟流域中段。据位于中段的中科院成都生物所茂县生态站多年气候观测结果，年均温 8.9℃，> = 10℃ 积温为 2 690.8℃，年降雨量 900 mm，年蒸发量 795.8 mm，属暖温带气候。该地段土壤为淋溶褐土至棕壤性土，pH 5.8 ~ 6.0，土壤含砾量在 30% ~ 40%。测定土壤（0 ~ 30 cm）有机质含量为 25.7 ~ 42.8 g.kg^{-1}，全 N 含量为 1.56 ~ 2.62 g.kg^{-1}，全 P 为 0.26 ~ 40.4 g.kg^{-1}，全 K

为 1.95 ~ 2.33 $g.kg^{-1}$；速效 K 为 46.4 ~ 84.6 $g.kg^{-1}$，有效 P 甚缺乏，几乎等于零①）。1 750 ~ 2 400 m 的地带性植被为暖温带的辽东栎（*Quercus liaotungensis*）林，常与油松（*Pinus tabulaeformis*）、糙皮桦（*Betula ultilis*）、红桦（*Betula albo - sinensis*）、山杨（*Populus davidiana*）等组成混交林（四川森林编辑委员会，1990）。该区域在 50 ~ 60 年代尚存在辽东栎萌生林，经近 30 a 来的砍伐已退化成次生的以辽东栎榛为主的退化灌丛（包维楷和刘照光，1999；中科院成都生物研究所，1991①）。本文研究的对象即为该区代表性的以辽东栎和榛为主的退化群落。

2　研究方法

为了使群落生境（土壤、坡向、坡度等）基本一致，尽可能排除生境差异和干扰类型不同导致群落生长差异可能给分析研究带来的误差，本研究选择海拔 1 780 ~ 1 900 m 的大沟流域中段（从大石桥即马良沟沟口至河家山梁子西侧下段）广泛分布的退化榛 – 栎群落（退化前的群落均为辽东栎萌生林，现为灌丛）进行。以水磨坝村民组为圆心，向沟尾同心圆辐射截取 3 个不同干扰状况的圆弧。第一个圆弧离水磨坝最近，距离约 1 500 m，海拔约 1 780 m，干扰最强；中等强度位于中国科学院成都生物所茂县生态站附近，海拔 1 830 m，离水磨坝水平距离约 3 000 m；干扰相对较轻的地段设在沟尾回头线附近、河家山梁子西侧坡下部，海拔 1 880 m 左右，离水磨坝最远，水平距离约 4 000 m。需要特别说明的是，由于大沟小流域的地形限制和植被变化，离水磨坝水平距离约 4 200 m 以上的地段，海拔高度已接近 2 * ！000 m，大面积已为人工的幼林地，干扰类型中放牧成为重要类型（离水磨坝水平距离约 4 000 m 以内干扰主要是砍伐）（包维楷和刘照光，1999），环境变化也较明显，尽管干扰强度仍较强，但无法满足本研究的样地选择基本条件，因而无法截取更多的满足研究目的的同心圆。这是本文无法选择更多干扰梯度的根本原因。

在每个同心圆弦切面上间隔一定距离，各取 3 个样地。每个样地面积 5 m × 10 m。按常规样方法调查。记载的指标有：①每一植物名；②每一木本植株高度（h/m）、离地 30 cm 高处的茎粗（D/cm）；③每一样地中砍伐的种类及其株数（n）；④收割法分木本、草本、枯落物测定地上部生物量（$B/kg.hm^{-2}$），综合各地段 3 个样方数据进行统计分析。茎阶分级进行统计，高于 30 cm 的植株，以 2 cm 为一级（0 ~ 2 cm、2 ~ 4 cm、4 ~ 6cm、…），低于 30 cm 的植株算作幼苗。同时也分种群进行统计。

每一地段 3 样方累计计算。采用的群落的结构指标有：木本植株的高度、密度、基径面积、基径径阶结构及木本和草本的地上生物量、丰富度、物种多样性和生态优势度等。计算时，丰富度是单位面积上物种数量；物种多样性采用业已被证明是有效的 Shannon – Wiener（SW）多样性指数（彭少麟等，1995；马克平，1994）：

$$SW = 3.3219（lgN—1/2\ .\ ni.\ lg\ n_i）$$

式中 N 是样地个体总数，n_i 是第 i 种的个体数，s 是种数（以下各式的参数意义与此相同）；由于草本层大多数种类是无性繁殖，个体数统计十分困难，本文采用的是各种的盖

① 中科院成都生物研究所. 岷江上游半干旱区水源涵养林水土保护林营造技术与小流域综合治理专题研究报告。

度值代替个体数进行计算；生态优势度是群落水平的综合数值，它是将群落的优势种的重要性总结为一个合适的度量值，以表征群落的组成结构特征。采用 Odum 的建议用 Simpson 指数来测度（彭少麟等，1995；马克平，1994）：

$$SN = n_i (n_i - 1) / N (N - 1)$$

3 结果分析

3.1 群落结构及其变化

如表 1 所示，随着离水磨坝的距离和海拔高度的增加，木本植株密度从 8 478 株/hm^2 减小至 6 025 株/hm^2；但木本植株基面积由 6.75 $m^2.hm^{-2}$增加至 11.53 $m^2.hm^{-2}$，木本植株平均基径从 1.277 cm 增加至 2.456 cm，木本植株平均高度由 81.5 cm 增加至 147.8 cm，群落木本层现存生物量也由 6132.0 $kg.hm^{-2}$增加至 16780.9 $kg.hm^{-2}$。表明随干扰强度的增大，木本植株密度有明显的增大变化趋势。但木本植株基面积、平均基径、平均高度及木本层现存生物量等结构指标在 3 个不同干扰强度梯度条件下差异明显，表现出随干扰增强而结构衰退逐渐增强的变化趋势。

表 1 大沟流域干扰梯度上榛栎群落结构指标

Table 1 Structural index of *Corylus* and *Quercus* communities along an human – induced disturbance gradient in Dagou watershed of the upper reaches of Minjiang River

指标 Index	干扰强 strong	中等 Middle	干扰弱 weak
离水磨坝的距离 Distance from Shuimoba sub – village（m）	1500	3000	4000
海拔高度 Altitude（m）	1780	1830	1880
木本植株密度 株/hm^2 woody density（stems/hm^2）	8478.8	7500.0	6025.7
木本植株基径面积** Basal area（m^2/hm^2）	6.75	8.54	11.53
木本植株地上生物量 Biomass of total woods aboveground（$kg.hm^{-2}$）	6132.0	10030.1	16780.9
木本植株平均高度 Mean height of woody stems（cm）	81.5	125.1	147.8
木本植株平均基径** Mean diameter of woody stems（cm）	1.277	2.156	2.456
草本地上生物量 Biomas of herbs aboveground（$kg.hm^{-2}$）	1208.2	1250.0	1645.0
未分解枯落物量 Biomass of litter（$kg.hm^{-2}$）	2430	5427.5	6974.8

** 未包括 $H <= 30$ cm 的植株 Not including the individuals with the height below and equal to 30 cm

进一步从它们的基径及其径阶分布来看，虽然总基径随干扰增强而变小。但各地段也表现出明显的差异（表 2）。离村寨最近的地段径阶均小于 8 cm，缺失 8～10 cm 以及 10～12 cm 以上的木本植株，而径阶小于 4 cm 占总株数 88.2%；离村寨中等距离地段，中等径阶 2～6 cm 的占 54.6%；离村寨最远的地段增加了 10～12 cm 径级，但仍以 2～6 cm 的为主，占 60.1%，但与前面地段相比，径阶 $<= 2$ cm 的木本植株数有所降低，而 $>= 6$ cm 径阶的植株明显增多，明显的趋势是随干扰增强，径阶小者木本植株增多，而径阶大者植株缺失或减少。也表明，在干扰强的地段，木本植株密度较大主要是砍伐后萌生较多的小径阶植株的结果。

表 2　岷江上游大沟流域干扰梯度上榛栎群落木本植株基径阶分布比例

Table 2　Distribution ratio of basal diameter classes of woody stems along disturbance gradient in Dagou watershed of the upper reaches of Minjiang River

干扰强度 disturbance	距村寨距离 distance（m）	海拔 elevation（m）	0～2 cm	2～4 cm	4～6 cm	6～8 cm	8～10cm	10～12 cm
强 Strong	1500	1780	44.70%	43.54%	8.67%	3.09%	0.00%	0.00%
中等 Middle	3000	1830	37.42%	31.55%	23.02%	5.88%	2.11%	0.00%
弱 Weak	4000	1880	22.75%	28.18%	30.96%	12.41%	4.88%	0.83%

此外，统计表明，木本幼苗（H< =30cm）的数量差异较大。在离村寨（水磨坝）最近点的木本植物（萌生）幼苗数占总木本植株数的 14.3%，中等距离地段占 10.7%，而在较远点仅占 8.5%，反映出干扰强度增大，其无性繁殖能力增强的响应特点。表明该区这种优势灌丛群落仍具有较强的更新和再生潜力。

随着离水磨坝距离和海拔高度的增加，群落草本层地上生物量从 2 430 $kg.hm^{-2}$增大到 6 975 $kg.hm^{-2}$（表 1），表现出随人为干扰增强，草本层地上生物量呈显著降低的响应趋势。

3.2　植物物种组成结构及其变化

长期的人为干扰已导致了群落植物物种丰富度的减少（表 3）。如果以离村寨最远点为相对未受干扰地段，而没有物种丢失的话，则离最近点物种减少了 4 个种，即天麻 *Gastrodia elata*、青榨槭 *Acer davidia*、膜荚黄芪 *Astragalus memberanaceus* 和党参 *Codonopsis* sp.

表 3　干扰梯度上退化群落物种结构指数一览表

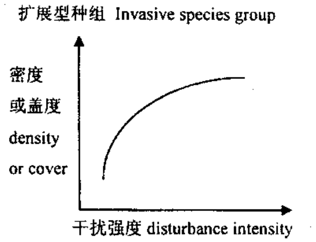
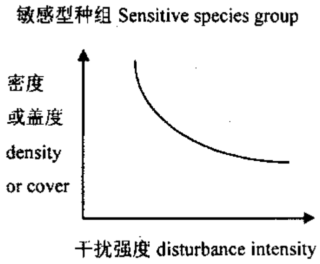
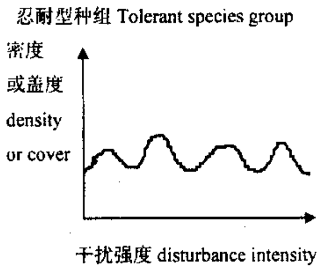
Table 3　Structural index of plant species in degraded community along the disturbance gradient in Dagou watershed

指标 Index	强度干扰 strong disturbance			中等干扰 middle disturbance			弱度 weak disturbance		
	S1	S2	S3	M1	M2	M3	W1	W2	W3
木本物种丰富度（R）	18	16	17	17	20	21	25	19	20
木本物种多样性指数（SW）	2.45	2.07	2.14	2.35	3.06	3.11	3.43	2.34	2.98
木本生态优势度（SN）	0.410	0.468	0.507	0.528	0.593	0.604	0.627	0.644	0.584
草本物种丰富度（R）	8	6	7	5	7	6	5	6	5
草本物种多样性指数（SW）	1.04	1.10	0.94	0.54	0.95	1.05	0.84	1.30	0.91
草本层生态优势度（SN）	0.81	0.72	0.68	0.41	0.28	0.30	0.20	0.25	0.31

从表 3 可知，随干扰增强，木本层物种多样性、生态优势度有所降低。其原因主要是干扰强的地段个体数较多，尤其是毛榛（*Corylus mandshurica*）、辽东栎个体数较多，另一方面因一些多刺、多毛灌木（如多花蔷薇等）种群扩大了。草本层物种丰富度、物种多样性和生态优势度随干扰增强均增大。这是与木本层结构变化密切相关。

表 4 植物种群密度或盖度在人为干扰梯度上的反应差异

Table 4 Idealized species response to the anthropogenic disturbance gradient

<table>
<tr><th>反应模式 response species group</th><th>植物种类 plant species</th></tr>
<tr><td></td><td>悬钩子 Rubus pileatus
多花蔷薇 Rosa multiflora
锥花小檗 Berberis aggregata
刺红珠 Berberis dictyophylla
醉鱼草 Buddleja sp.
鬼灯擎 Rodgersia aesculifolia
莎草 Cyperus sp.
蕨 Pteridium aquilium var. latiusculum
贯叶连翘 Hyperium perforatum
卵果蔷薇 Rosa helenae
绢毛蔷薇 Rosa sericea
威氏小檗 Berberis wilsonae
小果蔷薇 Rosa cymosa
珠芽蓼 Polygonum viviparum
羽裂蟹甲草 Cacalia tangutica
糙苏 Phlomis umbrosa</td></tr>
<tr><td></td><td>天麻 Gastrodia elata
膜荚黄芪 Astragalus membranaceus
四川恂子 Cotoneaster ambignus
中华青荚叶 Helwingia chinensis
青榨槭 Acer davidii
党参 Codonopsis sp.</td></tr>
<tr><td></td><td>辽东栎 Quercus liaotungensis
毛榛 Corylus mandshurica
川榛 Corylus heterophylla var. sutchuanensis
葱木 Aralia chinensis
四川腊瓣花 Corylopsis willmottiae
构骨冬青 Ilex pernyi
甘肃瑞香 Daphne tangutica
毛葡萄 Vitis guinguangularis
歪头菜 Vicia unijuga
铁线莲 Clematis chinensis
小叶六道木 Abelia sp.
阔叶清风藤 Sabia latifolia
小舌紫宛 Aster albescens
杜鹃 Rhododendron sp.
山杨 Populus davidiana .
胡枝子 Lespedeza formosa
柳 Salix sp
薄叶淫羊藿 Epimedium membranaceum
狗枣猕猴桃 Actinidia kolomikta.
香青 Anaphalis sinica
胡颓子 Elaeagnus sp.
川溲疏 Deutzia setchuensis
荚蒾 Viburnum sp.
金丝梅 Hyperium kolomikta
升麻 Cimicifuga foetida</td></tr>
</table>

3.3 群落植物种类组成及其响应

从各种群数量和盖度变化来看，沿着干扰梯度，某些种表现出对干扰十分明显的强烈响应，而某些种表现不明显或没响应。根据 9 个样方存在的共 47 个种在干扰梯度上的种群密度（或盖度）变化，可基本总结为 3 类响应模式，可以分出明显的 3 个种组（species group），即对人为干扰忍耐型种（Tolerant species）、敏感型种（Sensitive species）和扩展种（invasive species）（表 4）。其中，有 25 个种没有表现出明显的响应干扰的趋势，可称为忍

耐种。其中，既包括对干扰基本无反应的种类如升麻等，也包括对干扰强烈反应和适应后，种群密度达基本平衡而未表现出响应趋势的种类，如辽东栎、川榛等；6 个种表现出随干扰强度增加，密度明显降低，称为敏感型种。可以推断，在目前这种经营管理体系下，随着该区人口进一步增加，干扰增强，敏感种将成为区域渐危种或濒危种，必将处于局部灭绝状态。事实上一些种如天麻、青榨槭已经在该区处于濒危或渐危状态；有 16 个种并不作为主要砍伐或采挖对象，也很少为牛羊取食。林地群落中现有大径阶者均为此类，株高也较高，聚团状分布于这些地段，已成为优势种，其种群数量逐步扩大，称为扩展型种（invasive species）。随着干扰的继续和加深，这些种类必将进一步大发展。表明榛 – 栎群落最后将退化成生态和经济价值更低的刺灌丛。

3.4　砍伐的影响

砍伐是该区最具破坏力的干扰类型（包维楷和刘照光，1999），而很多植物对砍伐又具有先天的自我补偿机制，因此有必要进一步分析。在大沟流域，靠近村寨的距离较近，海拔高度相对较低的植物群落，可及性较好，受到砍伐影响的概率较大。以被砍伐植株的木桩为指标来衡量，距村寨（水磨坝）最近地段伐桩最多，达 32.8%（尚未包括砍伐时间较长，已经腐烂无法统计的伐桩），随距离增加，伐桩愈少（表 5）。总体而言，伐桩越多，萌生株越多，株高和株径越小。从伐桩的径阶来看，基本上是优先选择径阶大者（6 ~ 8 cm 以上）。但在距村最近地段，明显有皆伐现象，可能一方面因为可选的较大径阶的植株太少，另一方面小径阶植株的叶生物量较大，可带回沤制有机肥，而小径特别适宜于烧制木渣，供冬天烤火之用。另外，从伐桩的颜色和年龄（径阶）综合来看，所砍伐桩随时间推移而越来越小。这暗示植株自我再生恢复力已难于自我补偿所受到的破坏力，植被结构退化是严重的。

表 5　各地段木本植株砍伐状况一览表

Table 5　Harversting impact and fate of cut stems in a disturbance gradient in Dagou watershed

离村寨距离 Distance from the village (m)	1500	3000	4000
海拔高度 Altitude (m)	1780	1830	1880
砍伐株数% No. of cut stem %	32.8	20.9	16.8
萌发株数% No. of coppice %	68.5	50.6	45.7

4　结论和讨论

4.1　群落结构对人为干扰体的响应

大沟流域存在一个较强的人为干扰体（包维楷和刘照光，1999），在这种干扰的长期作用下，群落木本层的一些结构指数（木本植株基面积、生物量、高度 、种丰度）都表现出随干扰强度的增加而减少。即人为干扰对群落结构有显著的负效应，降低了木本植株的丰富度或物种多样性，降低了群落中较大径阶植株的比例，降低了生物量和基径面积，这与其它植被类型的研究结果吻合（Armesto and Pickett，1985；Shackleton 等，1994；Rao 等，1990；Skarpe，1997；Tolsma 等，Saxon，1990；Childes and Walker，1987；彭少麟等，1995；江明喜，1995；于丹等，1995）。表明上述结构退化特征可能是在受到较强人为干扰（主要是砍伐）后所有群落表现出的共同响应趋势。但与上述一些研究结果相反，本研

究表明，群落木本植株密度随干扰增强而增大，支持 Skarpe（1990）报道的非洲萨瓦纳旱生灌丛研究的结果。其原因可能与特定的植物群落、具体的干扰体（干扰强度、频率和时间）有关（Grime，1977；Armesto and Pickett，1985），也可能与灌木的侵占（encroachment）相关。

群落草本层的物种丰富度、种多样性和生态优势度随干扰增加而增大，也与已有的报道是一致的，但地上生物量则相反（Tolsma 等，1987；Saxon，1990；彭少麟等，1995；Clary and Jameson，1981；Scanlan and Burrows，1990）。这种响应可能有下面的复杂原因：①木本植株盖度减小导致了它们对资源（水、光、养分）的控制和竞争减弱，尤其是光，而增加了地表的透光度和辐射能，导致地表受光时间增多，受光量增大且光质得到改善（Shackleton 等，1994；包维楷等，1998），草本植物因此而生长发育更好；也与地表枯落物随干扰增强而减少（表 1）紧密相关。②该区大多数耐旱草本有性与无性繁殖力都很强（包维楷等，1998）。由表 1 草本地上生物量分别与木本层植株密度和生物量所作的一元线性相关性检验来看，相关关系分别为 $Y = 149.3650 + 0.1661X$ 和 $Y = 1775.8696 - 0.03718X$，相关系数分别为 0.8510 和 0.8310。达显著正相关。而与地表枯落物变化的相关关系为 $Y = 1866.8388 - 0.1009X$，相关系数达 0.9678，呈显著负相关。

4.2 群落物种组成变化

群落物种组成受干扰影响主要受制于砍伐与采挖对象及其个体大小的人为选择。在长期的人类有意或无意选择下，灌丛中有刺、有毛、不便于砍伐的木本种群和无性繁殖力强的草本种群明显地扩大，逐渐成为各层的局部优势种；人类有意选择的种群，无性繁殖能力强的种群数量基本稳定，但结构退化（矮小化），其功能衰退（decline）；而繁殖力弱者如膜荚黄芪、要求生境严格者如天麻等易于成为局地渐危或濒危种。表明人为干扰对群落物种组成的影响是通过改变每一个物种的种群结构（即生存适应能力）和改变其可利用的生长环境资源来实现的。也就是说，人为干扰对物种组成的影响作用是间接的，而对各种群结构的影响是直接的，它同时也通过改变环境来间接影响种群结构。总体而言，植物群落物种组成在长期人为干扰的影响下变化较小。这表明植物群落的结构和功能是比它的物种组成更敏感的干扰指示者。类似的响应已被记载过（Harper，1977）。从对南非的萨瓦纳（savanna）的研究中（Shackleton 等，1994）也可得出类似结论。从这里也可知道，人为干扰下的群落退化首先表现出的是群落结构退化，导致生产力的衰退，而物种的丢失则滞后于这种退化过程。

4.3 关于群落的退化和恢复

长期的人为干扰是导致大沟流域植被由森林 – 疏林 – 高灌 – 矮灌丛退化的根本原因（包维楷等，1998；包维楷和刘照光，1999）。本文结果表明，人和牲畜的选择均有意回避多刺、多毛植物种类，这些阳性、耐旱植物种群不断扩大，能带来经济利益的无刺种类的种群数量不断衰退。对该区砍伐的研究表明，砍伐干扰的破坏已超过了木本植株的自我补偿调节能力。若人为干扰持续下去，植被将进一步退化为矮灌丛，而由这些多刺、多毛植物种类组成的刺灌丛很可能是该区植被退化的终点，而不是普遍认为的草坡或裸地（张荣祖，1992）。

尽管干扰强度大，一些原来的优势种仍表现出较强的更新潜力，苗木（$H < 30cm$ 的个

体）密度保持较高水平，干扰强度似乎与植物的无性繁殖力有较好的正相关关系。一些不耐干扰的种类可能消失，但大多数种在人类干扰下仍保持较好的持续性，即大多数物种及其繁殖库仍然存在，恢复和重建的基础仍然存在，这为现阶段植被恢复创造了较好的条件。如顶极物种辽东栎经过近 40 年来的强度干扰仍在群落中居优势地位，只是其由乔木生长型变成了灌木生长型，其更新由有性繁殖为主变成了无性繁殖为主，其它物种如四川腊瓣花、桦木、杨树等也有类似的变化，这与青冈种群受到洪水干扰更新方式的改变是一致的（陈小勇和宋永昌，1997）。当停止干扰而正向调控退化植物群落，逐步恢复正向演替的森林是完全可以的（彭少麟等，1995；包维楷等，1998）。但首先必须停止人为破坏和干扰。其次是人工控制刺灌木的发展，引入恰当的物种，调控环境条件。在岷江上游的大沟流域，对目的物种（辽东栎、桦木、山杨）抚育健壮萌生枝，抑制浓密高大的有刺灌木丛（如多花蔷薇）发展，以及采取清带造林技术措施，人工栽植处于正向演替阶段的乔木如连香树 *Cercidiphyllum japonica* var. *sinense*、油松、槭树、桦木等，均取得很好的森林恢复与重建效果（包维楷等，1995；包维楷等，1998），表明该技术途径是行之有效的。

〔参考文献〕

马克平，1994. 生物群落多样性的测度方法 见：钱迎倩 马克平主编，生物多样性研究的原理与方法［M］. 北京：中国科技出版社.

于丹，康辉，谢平，等，1995. 青陵湖和黄家湖水生枝物多样性的比较分析［J］. 生态学报，**16**（6）：565～575

四川森林编辑为委员会，1990. 四川森林［M］. 北京：中国林业出版社，630～634

包维楷，刘照光，1999. 岷江上游大沟流域驱动植被退化的人为干扰体研究［J］. 环境与应用生物学报，**5**（3）：233～239

包维楷，陈庆恒，刘照光，1995. 退化山地生态系统中生物多样性恢复和重建研究. 见：中国科学院生物多样性委员会，林业部野生动物和森林植物保护司编，生物多样性研究进展［M］. 北京：中国科技出版社，417～422.

包维楷，乔永康，钱能斌，1998. 坡地清带造林技术评价研究［J］. 生态农业研究，**6**（2）：44～47

孙儒泳，1992. 动物生态学原理［M］. 北京：北京师范大学出版社，369～374

江明喜，金义兴，贺金生，等. 1995. 人为干扰对马尾松次生林生物多样性的影响［J］. 长江流域资源与环境，**4**（4）：356～360

张荣祖主编. 1992. 横断山区干旱河谷［M］. 北京：科学出版社，78～82

陈小勇，宋永昌，1997 洪水干扰对青冈种群更新的影响［J］. 热带亚热带植物学报，**5**（1）：53～58.

康乐，1995. 放牧干扰下的蝗虫－植物相互作用关系［J］. 生态学报，**15**(1)：1～11

彭少麟，方炜，曹洪麟等. 1995 人类干扰对人工桉树林生态系统的影响［J］. 生态学报，**15**（增刊 A 辑）：31～37

魏斌，张霞，吴热风，1996 生态学中的干扰理论与应用实例［J］. 生态学杂志，**15**(6)：1～8

Armesto J J，Pickett S T A，1985. Experiments on disturbance in old－field plant communities impact on species richness and abundance［J］. *Ecology*，**66**：230～240

Childes SL，Walker B H，1987. Ecology and dynamics of the woody vegetation on the Kalahari Sands in Hwange National Park，Zimbabwe［J］. *Vegetatio*，**72**：111～128.

Denslow J S，1980. Patterns of Species diversity during succession under different disturbance regimes［J］. *Oecologia*，**46**：18～21

Grime J P，1977. Plant Strategies and Vegetation Process［M］，New York：Wiley

Harper J L，1977. Population Biology of Plants［M］. New York：Academic Press

Pickett S T A，*et al*，1989. The ecological concept of disturbance and its expression at various hierachical levels［J］. *Oikos*，**54**：129～130.

Rao P, Barik S K, Pandey H N, *et al*, 1990. Community composition and tree population structure in a subtropical broad – leaved forest along a disturbance gradient [J]. *Vegetatio*, **88**: 151 ~ 162.

Saxon E C, 1990. Disturbance regimes in North Queensland rainforests: A re – evalualuation of their relationship to species richness and diversity [J]. *Australian Journal of Ecology*, **15**: 241 ~ 244

Scanlan J C, Burrows W H, 1990. Woody overstorey impact on herbaceous understorey in Eucalyptus spp communities in central Queensland [J]. *Australian Journal of Ecology*, **15**: 191 ~ 197

Shackleton C M, Griffin N J, Banks D I, *et al*, 1994. Community Structure and species composition along a disturbance gradient in a communally managed South African Savanna [J]. *Vegetatio*, **115**: 157 ~ 167

Skarpe C, 1997. Structure of the woody vegetation in disturbed and undisturbed arid savanna, Botswana [J]. *Vegetatio*, 87: 11 ~ 18

Sousa, W P, 1988 The role of disturbance in natural communities [J]. *Annual Review of Ecological System*, **15**: 353 ~ 391

Tolsma D C, Ernst W H O, Vervey R A, 1987. Nutrients in soil and vegetation around two artificial waterpoints in eastern Botswanna [J]. *Journal of Applied Ecology*, **24**: 991 – 1000